

*LE PLUS ANCIEN LÉPORIDÉ
D'EUROPE OCCIDENTALE,
HISPANOLAGUS CRUSAFONTI NOV. GEN., NOV. SP.,
DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR DE MURCIA
(ESPAGNE)*

Par PHILIPPE JANVIER et CHRISTIAN MONTENAT

Des fouilles effectuées par l'un d'entre nous (C. M.) ont mis au jour un nouveau gisement de Mammifères miocènes, situé au sud de La Alberca près de Murcia (Espagne) (MONTENAT et CRUSAFONT PAIRÓ, 1970). La faune recueillie est d'âge vallésien. Elle compte une dizaine d'espèces parmi lesquelles un Léporidé nouveau que nous décrivons ici et qui présente un intérêt considérable, tant par la singularité de ses caractères que par sa position stratigraphique¹.

Classe MAMMALIA

Ordre LAGOMORPHA

Famille LEPORIDAE

Sous-famille Leporinae

Tribu Alilepini

Hispanolagus nov. gen.

DIAGNOSE. — Lagomorphe d'allure léporine et de la taille des *Sylvilagus* nord-américains.

P² à deux sillons antérieurs, dont l'antéro-lingual est bifurqué et possède une paroi linguale crénelée.

Molaires supérieures à hypostria pénétrant aux deux tiers de la largeur de la dent.

P₃ présentant le plan général de celle de *Alilepus*, mais avec un trigonide plus faiblement développé et échancré sur sa face antérieure par deux sillons, l'un antéro-lingual, l'autre antéro-vestibulaire.

1. Nous tenons à exprimer nos plus vifs remerciements à Miss Mary R. DAWSON, du Carnegie Museum de Pittsburgh (U.S.A.), pour les précieux conseils qu'elle a eu l'amabilité de nous donner.

L'émail de la paroi postérieure du sillon postéro-lingual est légèrement moins épais que celui de la paroi antérieure. L'émail de la paroi postérieure du sillon postéro-vestibulaire est crénelé dans les stades jeunes. Le sillon postéro-lingual est moins profond que chez *Alilepus* et en position légèrement plus antérieure.

Hispanolagus crusafonti nov. sp.

DIAGNOSE. — Celle du genre.

DERIVATIO NOMINIS. — Lagomorphe découvert en Espagne et dédié à M. le Professeur CRUSAFONT-PAIRÓ, directeur de l'Institut de Paléontologie de Sabadell (Barcelone).

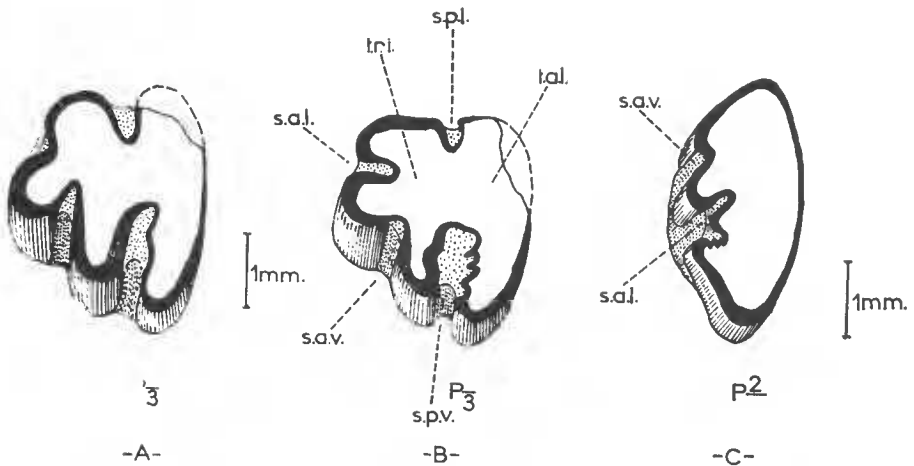


FIG. 1. — *Hispanolagus crusafonti* nov. gen. nov. sp. A : P₃ gauche, paratype, La Alberca ; B : P₃ gauche, holotype, La Alberca ; C : P₂ gauche, La Alberca.
s.a.l., sillon antéro-lingual ; s.a.v., sillon antéro-vestibulaire ; s.p.l., sillon postéro-lingual ; s.p.v., sillon postéro-vestibulaire ; tal., talonide ; tr., trigonide.

HOLOTYPE. — P₃ gauche (n° 14) ; fig. 1 B. L = 2,9 ; l = 3 mm. Mus. Sabadell.

PARATYPE. — P₂ gauche (n° 2) ; fig. 1 C. L = 1,4 ; l = 2,8 mm. Mus. Sabadell.

LOCALITÉ-TYPE. — Gisement de La Alberca, près Murcia (Murcia, Espagne).

NIVEAU-TYPE. — Vallésien — Base du Miocène terminal.

Les sables jaunes à ossements constituant le gisement de La Alberca sont encadrés par des couches marines à Foraminifères. Les marnes situées sous le niveau à Mammifères renferment une microfaune planctonique comprenant : *Globigerinoides obliquus extremus* Bolli et Berm., *G. sacculifer* Brady, *G. ruber pyramidalis* V. de B., etc. Cette association indique un niveau du Miocène un peu plus récent que le Tortonien s. str., et attribuable au début du Miocène terminal¹. Les sables à Mammifères sont eux-mêmes surmontés par des marnes à microfaune planctonique abondante (*G. obliquus extremus*, *G. sacculifer*, *Globorotalia humerosa* Tak. et Saito, etc.) caractéristique du Miocène terminal.

1. Le Miocène terminal récemment étudié dans la région de Murcia est postérieur au Tortonien s. str. du stratotype italien et antérieur au Pliocène. (MARTINEZ, 1969 ; C. MONTENAT et C. MARTINEZ, 1970).

Du point de vue de la chronologie marine, le gisement de La Alberca est donc bien localisé, dans la partie inférieure du Miocène terminal.

Du point de vue mammalogique, la faune montre l'association d'*Hipparion* et de *Progenetta* cf. *crassa* Dep., indiquant un âge vallésien.

MATÉRIEL

Dents supérieures :

— représentées sur la figure 2 :

I¹ gauche (n° 1), l = 2,5 mm

P² gauche (n° 2), L = 1,4 mm ; l = 2,8 mm (cf. aussi fig. 1)

P³ droite (n° 3), L = 1,7 mm ; l = 3,2 mm

P⁴ gauche (n° 4), L = 2 mm ; l = 3,3 mm

M¹ droite (n° 5), L = 1,9 mm ; l = 3 mm

M² droite (n° 6), L = 1,5 mm ; l = 3 mm

M³ gauche (n° 7), L = 0,9 mm ; l = 1,4 mm

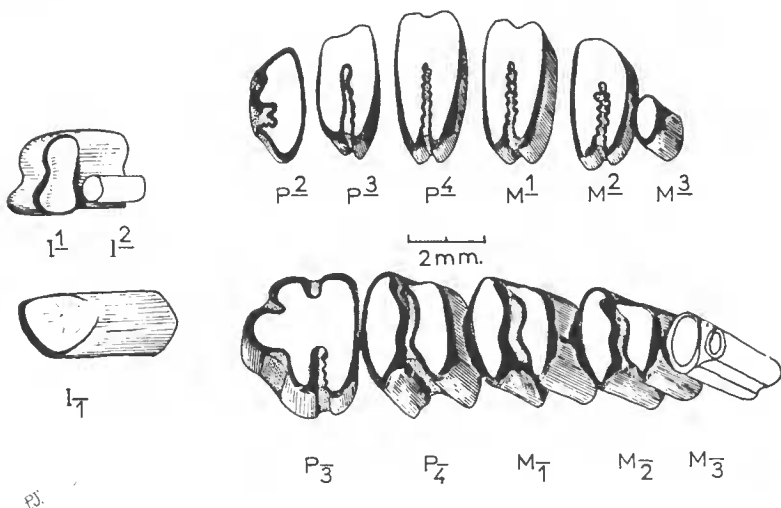


FIG. 2. — *Hispanolagus crusafonti* nov. gen., nov. sp. Séries dentaires supérieure et inférieure gauches (composites). Les contours des I² et M₃ sont hypothétiques et fondés sur ceux de *Alilepus* et *Hypolagus*.

— non représentés sur la figure 2 :

P⁴ droite (n° 9)

M¹ gauche (n° 9)

Molaires supérieures incomplètes ou roulées (nos 10, 11 et 12)

Dents inférieures :

— représentées sur la figure 2 :

I₁ droite (n° 13), l = 2,5 mm

P₃ gauche (n° 14), L = 2,9 mm ; l = 3 mm (cf. aussi fig. 1)

P₄ droite (n° 16), L = 2,5 mm ; l = 2,9 mm

M₁ droite (n° 17), L = 2,7 mm ; l = 2,9 mm

M₂ droite (n° 18), L = 2,5 mm ; l = 2,7 mm

— non représentés sur la figure 2 :

I₁ droites et gauches (n^{os} 28-30)

P₃ gauche (n^o 15), L = 2,7 mm ; l = 2,7 mm, fig. 1 ♂

Molaires inférieures incomplètes (n^{os} 19-27)

Astragale droit (n^o 31), fig. 3 a, b, c ; fig. 5 a.

DESCRIPTION

1) Denture

Les dents sont toutes à croissance continue, comme chez les Léporidés actuels.

Dents supérieures

La courbure des dents molarisées supérieures est moins grande que chez *Lepus* et sensiblement analogue à celle d'*Alilepus* (B. BOHLIN, 1942, p. 126, fig. 6).

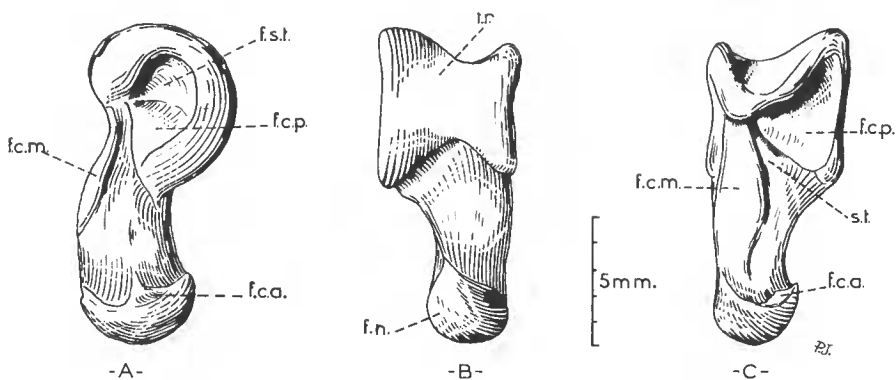


FIG. 3. — *Hispanolagus crusafonti* nov. gen., nov. sp., astragale droit.

A : profil externe ; B : face supérieure ; C : face plantaire.

f.c.a., facette calcanéenne antérieure ; f.c.m., facette calcanéenne moyenne ; f.c.p., facette calcanéenne postérieure ; f.n., facette navicularienne ; f.s.t., fosse du sustentaculum tali ; s.t., sulcus tali ; tr., trochlée.

La I¹ est recouverte d'émail sur toutes ses faces. Sa face antérieure est échancrée par un sillon longitudinal qui divise antérieurement la dent en deux lobes inégaux, l'un mésial, l'autre distal. La section de cette dent est identique à celle de la I¹ de *Alilepus* et présente un lobe mésial plus saillant que chez *Oryctolagus* (fig. 2).

La I² est inconnue.

La P² (fig. 1 C et 2) montre le plan général de celle d'*Alilepus* et *Hypolagus* (fig. 4 A et B) et présente, sur sa face antérieure, deux sillons remplis par le ciment qui déborde largement sur tout le fût dentaire. On distingue : le sillon antéro-lingual et le sillon antéro-vestibulaire. Le sillon antéro-vestibulaire est beaucoup plus prononcé que chez la plupart des *Alilepus* et *Hypolagus*. Le sillon antéro-lingual est très large et se ramifie distalement en deux replis secondaires, l'un vestibulaire, l'autre lingual. La paroi linguale de ce sillon est très finement crénelée.

La P³ (fig. 2) est molarisée. L'émail de l'hypostria est ondulé. L'antérolophe

est moins large que le postérolophe. La muraille vestibulaire est oblique par rapport au plan sagittal, comme chez *Lepus*.

La P⁴ (fig. 2) est molarisée et très difficilement différenciable de la M¹. L'hypos-tria est crénelée. L'antérolophe n'atteint pas tout à fait le niveau du postérolophe sur la face linguale de la dent.

La M¹ (fig. 2) a pratiquement les mêmes caractères que la P⁴.

La M² (fig. 2) est plus petite que les M¹ et P⁴, le postérolophe y est nettement plus court que l'antérolophe et ces deux parties de la dent atteignent le même niveau sur la face linguale. La muraille vestibulaire est oblique par rapport au plan sagittal, mais dans le sens inverse de celui de la P³.

La M³ (fig. 2) est unilobée, de section ovale et plus large que longue. Comme sur les molaires et les prémolaires supérieures, l'émail y est plus épais sur la face linguale que sur la face vestibulaire.

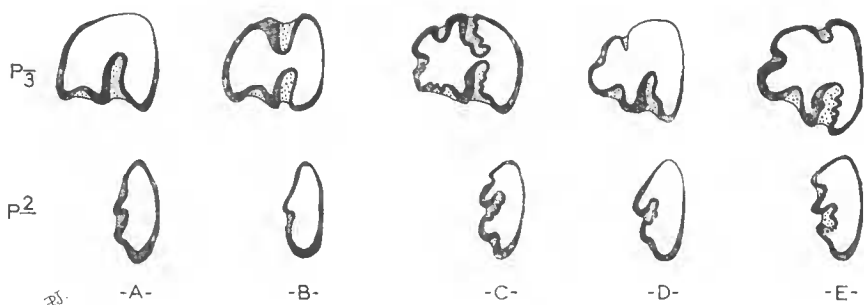


FIG. 4. — Comparaison des tables d'usure de P² et P³ de quelques Léporidés fossiles eurasiatiques et africains.

A : *Hypolagus brachygnathus* Kormos, Plioc. sup., Europe centrale.

B : *Alilepus laskarevi* (Khomenko), Vallésien, Europe centrale.

C : *Pliopentalagus dietrichi* (Fejfar), Plioc. sup., Hongrie.

D : *Serengetilagus precapensis* Dietrich, Pléistoc., Afrique.

E : *Hispanolagus crusafonti* nov. gen., nov. sp., Vallésien, Espagne.

Toutes les dents sont ramenées à la même dimension.

Dents inférieures

La I₁ est identique à celle de *Lepus* ou *Oryctolagus* : en biseau et de section trapézoïdale, recouverte d'un émail plus épais antérieurement que postérieurement.

La P₃ (fig. 1 A et B ; fig. 2 et 4) présente deux sillons postérieurs, l'un lingual (postéro-lingual), l'autre vestibulaire (postéro-vestibulaire), qui séparent le trigonide (lobe antérieur) du talonide (lobe postérieur). Le trigonide est échanuré par deux sillons antérieurs, l'un vestibulaire (antéro-vestibulaire), l'autre lingual (antéro-lingual). La paroi antérieure des sillons postérieurs présente un émail plus épais que celui de la paroi postérieure qui est crénelée sur le sillon antéro-vestibulaire. Les sillons antérieurs sont toujours très marqués mais le sont beaucoup plus sur la P₃ n° 14 (type) que sur la P₃ n° 15.

La P₄ est molarisée, le talonide (= postérolophide) y est plus étroit que le trigonide (= antérolophide). La paroi postérieure du trigonide présente un bombement peu prononcé qui trouve son antagoniste sur la paroi antérieure du talonide. Les M₁ et M₂ sont très semblables ; la M₂ a toutefois un talonide plus étroit que celui de la M₁, comme chez tous les autres Léporidés.

Les caractères de détail sont les mêmes que pour la P_4 .
La M_3 est inconnue.

2) Squelette appendiculaire

Du squelette appendiculaire, nous ne possédons qu'un astragale droit intact (fig. 3). La trochlée y est étroite et élevée, comme chez *Lepus* et *Oryctolagus*. Le col, grêle et allongé, se termine par une facette navicularienne étroite, très bombée et fortement développée sur l'arête dorsale du col. L'astragale des Léporidés est en contact avec le calcaneum par trois facettes : deux proximales (postérieure et moyenne) et une distale (antérieure), située sur le bord externe du col, à la naissance de la facette navicularienne.

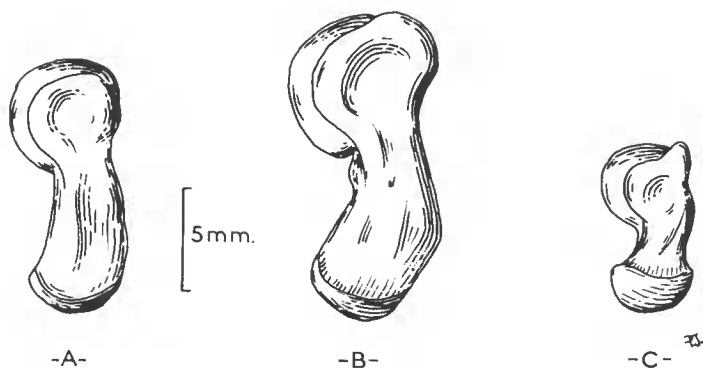


FIG. 5. — Comparaison des astragales droits (profil interne) de :
A, *Hispanolagus crusafonti*; B, *Oryctolagus cuniculus*; C, *Ochotona rufescens*.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

La plupart des molaires étant molarisées, ce sont surtout les P^2 et P_3 qui sont utilisées pour la détermination et la systématique des Léporidés fossiles. La P^2 diffère de celle des Léporidés évolués actuels (*Lepus*, *Oryctolagus*, *Sylvilagus*) par la présence de seulement deux sillons antérieurs, ce qui la rapproche de celle de *Alilepus*, *Hypolagus* et *Pliopentalagus* du Pliocène et Pleistocène d'Europe centrale et d'Asie.

Le caractère essentiel de cette dent est la bifurcation du sillon antéro-lingual ainsi que la crénulation de sa paroi linguale. Ce dernier caractère se retrouve chez *Pliopentalagus* (O. FEJFAR, 1961) et, peut-être, chez *Serengetilagus* (D. G. Mc INNES, 1953). Toutefois, dans ces deux cas, le sillon n'est jamais bifurqué. Cette bifurcation rappelle ce que l'on voit chez *Lepus* et *Oryctolagus* mais il est difficile de dire s'il s'agit là de convergence ou de filiation.

Les dents molariformes supérieures sont, dans l'ensemble, très proches de celles de *Alilepus*; toutefois, l'hypostria y pénètre presque aussi profondément que chez *Lepus*, alors que chez *Alilepus annectens* Schlosser elle atteint à peine la moitié de la largeur de la dent (B. BOHLIN, 1942, p. 126, fig. 6).

Les P^3 , P^4 , M^1 et M^2 sont, par leur faible courbure antéro-postérieure, beaucoup plus proches de *Alilepus* que de *Lepus* ou *Oryctolagus* (B. BOHLIN, 1942, p. 126, fig. 6). La M^3 est identique à celle de *Lepus*.

La P_3 diffère de celle de toutes les autres formes fossiles d'Eurasie. On y voit le sillon postéro-lingual qui distingue les Léporinés (*Alilepus*, *Pratilepus*, *Pronolagus*) des Archaeolaginéés (*Archaeolagus* et *Hypolagus*) (M. R. DAWSON, 1967, p. 302) mais son trigonide est profondément échancré par les deux sillons antérieurs dont l'antéro-lingual ne se retrouve aussi développé ni chez *Alilepus*, ni chez *Hypolagus*; par contre, on le retrouve chez *Pliopentalagus* et *Serengetilagus* (fig. 4 C et D) parmi les formes européennes fossiles ainsi que chez *Pronolagus*, *Pentalagus*, *Sylvilagus*, *Oryctolagus* et *Lepus*, parmi les formes actuelles. Il faut cependant noter que, chez *Pliopentalagus* et *Pornolagus*, il existe, en plus, entre le sillon antéro-lingual et le sillon postéro-lingual, un sillon médio-lingual peu profond.

Chez *Serengetilagus* (fig. 4 D), le sillon postéro-lingual occupe, quand il existe, une position très antérieure à celle de son homologue chez *Alilepus*, de plus, l'émail de sa paroi antérieure n'est pas plus épais que celui de sa paroi postérieure. Il est, par conséquent, très difficile de décider si le sillon postéro-lingual de *Serengetilagus* est l'homologue de celui d'*Alilepus* ou s'il est l'homologue du sillon médio-lingual de *Pliopentalagus* et *Pronolagus*; dans ce dernier cas, *Serengetilagus* serait dépourvu de sillon postéro-lingual, comme *Hypolagus*. Nous pensons toutefois que, chez *Hispanolagus*, le sillon postéro-lingual est bien l'homologue de celui d'*Alilepus*, malgré sa position légèrement plus antérieure et son développement moindre.

La crénulation du sillon postéro-vestibulaire de *Hispanolagus* se retrouve plus ou moins marquée chez *Pliopentalagus*, *Serengetilagus* et *Pronolagus*; chez *Alilepus*, on ne connaît pas ce caractère (sauf, peut-être, chez *A. brachy-pus*, B. BOHLIN, 1942, p. 129, fig. 8 d).

La profondeur des sillons du trigonide est variable suivant les pièces. Il en est de même pour la crénulation des parois de l'hypostria des dents molarisées supérieures. Nous sommes enclins à penser qu'il s'agit là de variations morphologiques liées à l'âge de l'individu, comme l'ont suggéré C. C. WOOD (1940, p. 296) et B. BOHLIN (1942, p. 127), bien que ce dernier auteur admette également que la crénulation diminue des prémolaires vers les molaires, ce que l'on observe actuellement chez *Lepus* adulte. La série dentaire composite (fig. 2) montre divers stades de crénulation des parois de l'hypostria (les dents ayant servi à cette reconstitution n'appartenant pas au même individu, la variation de la crénulation est anormalement mais fortuitement inversée.)

Les dents molariformes inférieures montrent un rétrécissement régulier du talonide de la P_4 à la M_2 . Le petit bombement supplémentaire de la muraille postérieure du trigonide des molaires inférieures ne se retrouve aussi marqué que chez *Serengetilagus* (d'après les figures de Mc INNES, 1953) et, peut-être chez *Pronolagus*, alors que chez *Alilepus* et *Hypolagus* cette même muraille est simplement et régulièrement bombée.

L'astragale est du type Léporiné, très semblable à celui de *Lepus* ou *Oryctolagus*, mais beaucoup plus petit et légèrement plus grêle. Le col en est allongé et étroit, de même que la tête qui porte une trochlée légèrement plus profonde que chez *Oryctolagus*. La facette navicularienne est du même type que chez *Lepus*. La facette calcanéenne moyenne est plus allongée que chez *Lepus* et est séparée de la postérieure par un sulcus tali plus étroit et moins profond que chez *Oryctolagus* et *Lepus*.

L'allongement général de l'astragale dénote une très bonne adaptation à la course et se retrouve chez *Oryctolagus*, *Lepus*, *Sylvilagus*, contrastant vive-

ment avec l'astragale court et trapu des Lagomorphes « marcheurs » comme *Ochotona* ou mauvais coureurs comme *Pentalagus* (fig. 5 A, B et C). On constate que, tout en restant plantigrades des membres postérieurs, l'adaptation à la course a provoqué, chez les Léporidés, les mêmes modifications des pièces tarsiales que celles mises en évidence par L. GINSBURG (1961, p. 11) pour l'adaptation à la digitigradie chez les Carnivores.

SYSTÉMATIQUE

Hispanolagus crusafonti, bien que présentant une structure dentaire très singulière, est certainement très proche du genre *Alilepus* est-européen et asiatique (M. R. DAWSON, 1967, p. 303, signale aussi un Léporidé non décrit et proche de *Alilepus* dans le pliocène de Perpignan). Morphologiquement, *Hispanolagus* se rapproche aussi du *Serengetilagus* pleistocène africain. Sa position géographique peut expliquer sa singularité mais il est difficile de le situer phylogénétiquement par rapport aux autres genres connus actuellement dans le Mio-Pliocène de l'Ancien Monde.

La fissuration accentuée du trigonide de P_3 pourrait le situer aux alentours de la lignée (d'ailleurs douteuse ! : M. R. DAWSON, 1967, p. 303) *Serengetilagus* — *Pronolagus*, à moins qu'il ne s'agisse là d'un caractère annonçant la structure de type « *Lepus* » et précédant la jonction des sillons postérieurs décrite par C. W. HIBBARD (1963). Des fouilles ultérieures permettront peut-être de jeter quelque lumière sur ces filiations par la découverte de fragments de crâne.

Dans la faune de Mammifères des lignites d'Alcoy (Pliocène s. str.), il a été signalé (L. THALER, M. CRUSAFONT-PAIRÓ et R. ADROVER, 1965, p. 4024) un *Hypolagus* non décrit et caractérisé par la présence d'un sillon sur la face antérieure de la P_3 . Nous n'avons pas pu consulter ce matériel mais la présence d'un sillon antérieur semble rapprocher cette forme de *Hispanolagus* plutôt que de *Hypolagus* chez qui la fissuration antérieure du trigonide est jusqu'alors inconnue en Europe.

Le plus ancien Léporidé connu en Europe était, jusqu'alors, *Alilepus lascarevi* Khomenko signalé par KHOMENKO (1914) dans le Méotien (= Vallésien [M. CRUSAFONT-PAIRÓ, Lexique stratigraphique — Espagne]) de Taraklia (actuellement en U.R.S.S.). Dans tout le Pliocène européen, on connaît *Hypolagus* en Europe occidentale, *Alilepus* et *Pliopentalagus* en Europe centrale. La découverte de *Hispanolagus crusafonti* dans le Miocène supérieur d'Europe occidentale permet d'étendre à toute l'Eurasie l'aire de répartition des Léporidés dès cette époque.

Laboratoire de Paléontologie du Muséum
et 22, rue Marceau, 37-Chinon
Institut de Géologie I.G.A.L., 21, rue d'Assas, Paris VI^e

BIBLIOGRAPHIE

- BOHLIN, B., 1942. — A revision of the fossil Lagomorpha in the paleontological Museum, Uppsala. *Geol. Institut. Uppsala Bull.*, **30**, 6, pp. 117-154.
- DAWSON, M. R., 1967. — Lagomorph history and the stratigraphic records. Essais in paleontology and stratigraphy, Raymond C. Moore commemorative volume. Univ. Kansas, Dept. Geol., sp. Publ. 2.

- DICE, L. R., 1931. — *Alilepus*, a new name to replace *Allolagus* Dice, preoccupied, and notes on several species of fossil hares. *J. Mamm., Baltimore*, **2**.
- DIETRICH, W. O., 1942. — Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti (Deutsch-Ostafrika). *Palaeontographica*, **94**, pp. 43-133.
- FEJFAR, O., 1961. — Die Plio-Pleistozäne Wirbeltierfaunen von Hajnačka und Ivanovice (Slovakei). CSR. 3, Lagomorpha : *Neu. Jahrb. Geol. Pal. Monatsh.*, **112**, 5, pp. 267-282.
- GINSBURG, L., 1961. — Plantigradie et digitigradie chez les Carnivores Fissipèdes. *Mammalia*, **25**, 1, mars 1961, pp. 1-21.
- GUREEV, A. A., 1944. — Zaitzeobraznye (Lagomorphes). In : Fauna S. S. S. R., Mamm., **3**, n° 10. Akad. Nauk. S. S. S. R. Zool. Inst., n. s., n° 87, pp. 1-276.
- HIBBARD, C. W., 1963. — The origin of the P₃ of *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus* and *Lepus*. *J. amer. Mammalogy*, **44**, n° 1, pp. 1-15.
- KHOMENKO, I. P., 1914. — Meotischeskaya fauna z Taraklia, Benderskegho ubiezda (Faune méotique de Taraklia, district de Bendery). *Trudy Bessarab, Obshch. Estest.*, **5**, pp. 1-55.
- KORMOS, th., 1934. — Zur Frage der Abstammung eurasiatisches Hasen. *Allatani Közlemények*, **31**, pp. 65-78.
- MC INNES, D. G., 1953. — The Miocene and Pleistocene Lagomorph of East Africa British Mus. (Nat. Hist.). *Fossil Mammals Africa*, n° 6, pp. 1-30.
- MAJOR, C. J. F., 1899. — On fossil and recent Lagomorpha. *Trans. Lin. Soc. London*, **2**, 7.
- MARTINEZ, C., 1969. — Estudio micropaleontologico de cuatro cortes del Mioceno de Murcia (España). *Rev. Esp. Micropal.*, **1**, 2, pp. 147-180.
- MONTENAT, C., et M. CRUSAFONT-PAIRÓ, 1970. — Découverte de Mammifères dans le Néogène et le Quaternaire du Levant espagnol (Provinces d'Alicante et de Murcia). *C. R. Acad. Sci., Paris*, **270**, pp. 2434-2437.
- et C. MARTINEZ, 1970. — Stratigraphie et micropaléontologie du Néogène au sud de Murcia (Chaînes bétiques, Espagne). *C. R. Acad. Sci., Paris*, **270**, pp. 592-595.
- SYCH, L., 1965. — Fossil Leporidae from Pliocene and Pleistocene of Poland. *Acta zool. Cracoviensia*, **15**, pp. 1-51.
- TEILHARD DE CHARDIN, P., 1926. — Description des Mammifères tertiaires de Chine et de Mongolie. *Ann. Pal.*, **15**, pp. 1-51.
- THALER, L., M. CRUSAFONT-PAIRÓ et R. ADROVER, 1965. — Les premiers Micromammifères du Pliocène d'Espagne. Précisions chronologiques et biogéographiques sur la faune d'Alcoy. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **260**, pp. 4024-4027.
- WOOD, C. C., 1940. — The Mammalian fauna of the White river Oligocene. Part 3, Lagomorpha. *Amer. philos. Soc. Trans.*, n. s., **28**, pp. 271-362.